ÉTUDE HISTOLOGIQUE DU DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL DIGESTIF ET DE LA VESSIE GAZEUSE DE LA SOLE, *SOLEA SENEGALENSIS* (SOLEIDAE)

par

R. FEHRI-BEDOUI (1), M.T. DINIS (2) & F. MAAMOURI (3)

RÉSUMÉ. - L'étude histologique de l'appareil digestif et de la vessie gazeuse a été réalisée, au cours du développement des larves de sole, *Solea senegalensis*, de l'éclosion jusqu'au juvénile de 48 jours. À l'éclosion, la larve a un comportement passif et le tube digestif, rectiligne et simple, est indifférencié et clos; l'alimentation est exclusivement endogène et le foie et le pancréas, présents à l'état d'ébauche, ne sont pas encore fonctionnels. La période larvaire active débute 2 jours après l'éclosion, alors que l'estomac n'est que partiellement différencié. L'alimentation devient mixte dès l'ouverture de la bouche (3ème jour) avec l'apparition des cellules caliciformes, fortement sécrétrices de mucus, et le pancréas se distingue du foie qui présente déjà la vésicule biliaire. Le tube digestif assure les fonctions de digestion et d'absorption mais le stockage des réserves au niveau du foie ne s'effectue qu'à partir du 8ème jour. Au début de la métamorphose (9ème jour), les structures musculaires du tube digestif se renforcent, l'anus prend une position antérieure et la vessie gazeuse se dilate puis disparaît au terme de la métamorphose (19ème jour). Au niveau de l'estomac, les glandes gastriques ne sont bien visibles qu'au 18ème jour.

ABSTRACT. - Histological study of the development of the digestive system and of the swim bladder in the sole, *Solea senegalensis* (Soleidae).

The histological study of the digestive system and of the swim bladder was carried out on *Solea senegalensis* from hatching to 48 days-old juveniles. At hatching, the digestive tract, straight and uniformous in diameter, was undifferentiated and closed (the alimentation is exclusively endogenous). The liver and the pancreas were present but only as undifferentiated cells. The active larval period started 2 days after hatching and the nutrition becomes mixed since the opening of the mouth (3rd day). The oesophagus was differentiated from the 3rd day with the appearance of the mucus cells, but the stomach was not completely differentiated. At this time, we can distinguish a differentiated liver, pancreas and gall bladder. The glycogen was stored in the liver from the 8th day onward. At the 9th day (beginning of the metamorphosis), the digestive muscles were strongly developed, the anus had migrated forwards and the swim bladder is inflated. The digestive glands appeared by the 18th day.

Key words. - Soleidae - *Solea senegalensis* - Digestive system - Swim bladder - Larval development - Histology.

Les premiers essais d'élevage de la sole (*Solea solea*) entrepris par Fabre-Domergue et Bietrix (1905) ont permis d'obtenir une référence précieuse de la transformation de

(1) Institut National des Sciences et Technologies de la Mer, 28 rue du 2 mars 1934, 2025 Salammbô, TUNISIE. [rafika.bedoui@instm.rnrt.tn]

(2) Universidade do Algarve, Unidade de Ciéncias e Tecnologias dos Recursos Aquaticos, Campus de Gambalas, 8000 Faro, PORTUGAL.

(3) Faculté des Sciences de Tunis, Laboratoire de Biologie marine, Campus universitaire, 2092 El Manar II, TUNISIE.

Cybium 2000, 24(4): 343-358.

l'anatomie de cette espèce au cours du développement larvaire. Cependant, la nécessité, lors des premiers stades larvaires, de distribuer un aliment vivant, constitué de zooplancton naturel, a entravé la poursuite de l'élevage. Bien plus tard, les recherches ont été centrées sur une bonne maîtrise de la nature de l'aliment apporté aux larves (Girin et Devauchelle, 1974; Girin et Person Le Ruyet, 1977), l'effet de l'alimentation sur la ponte et sur la croissance larvaire (Shelbourne, 1968; Brasola, 1974; Flûchter, 1974; Flûchter et Trommsdroff, 1974; Girin, 1974; Métailler et Girin, 1976) et les conditions d'élevage: nature du bassin, densité larvaire, photopériode et température (Fuchs, 1978, 1982). Toutes ces recherches ont abouti au choix de proies vivantes pour les premiers stades. Les rotifères distribués aux larves dès l'ouverture de la bouche, sont progressivement remplacés par des nauplii d'*Artemia salina*. Le sevrage des larves de poissons marins (passage de l'aliment vivant à l'aliment inerte) a longtemps constitué une phase critique de l'élevage. En effet, cette période, caractérisée par des taux de mortalité élevés, coïncide avec le passage du stade larvaire au stade juvénile, ce qui se traduit, le plus souvent, par un changement du comportement. Pour améliorer la maîtrise de l'élevage larvaire, de nombreuses études histologiques, établissant la chronologie du développement des larves de poissons en élevage, ont été entreprises. Ces travaux concernent en particulier le tube digestif et la vessie gazeuse du loup, *Dicentrarchus labrax* (Ben Halima, 1982), de la daurade, *Sparus aurata* (Sarasquete *et al*., 1995), du turbot, *Scophthalmus maximus* (Cousin et Baudin-Laurencin, 1985) et de la sole *Solea solea* (Boulhic, 1992). Ces auteurs ont démontré que les larves commencent à se nourrir alors que l'appareil digestif n'est pas totalement différencié, et que la vessie gazeuse n'est fonctionnelle que vers la fin de la phase larvaire alors que la larve présente, durant les stades les plus précoces, un comportement hydrostatique et trophique actif.

Dans ce travail, nous présentons les résultats d'une étude histologique du développement de l'appareil digestif et de la vessie gazeuse de la larve de la sole sénégalaise, *Solea senegalensis*, de l'éclosion jusqu'à l'âge de 48 jours.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les *Solea senegalensis* utilisées proviennent de géniteurs élevés en captivité. La ponte, réalisée à 18°C, donne des œufs pélagiques caractérisés par la présence de nombreux globules huileux, isolés ou groupés en amas. Leur incubation est réalisée en eau stagnante en petits volumes (30 litres) à une température de 19°C. L'éclosion a lieu après 48 h et les larves, pélagiques et parfaitement symétriques, sont élevées dans des bacs cylindro-coniques de 1 m^3 de capacité en système semi-fermé (Fehri-Bedoui, 1997). La température de l'eau est de 19°C, la salinité de 36‰ et la photopériode de 12 h. Les larves sont nourries exclusivement de nauplii d'*Artemia salina* dès l'ouverture de la bouche.

Un échantillon de 10 individus a été quotidiennement prélevé au hasard (de la larve à l'éclosion jusqu'au juvénile de 48 jours) pour l'étude histologique de l'appareil digestif et de la vessie gazeuse. Après fixation pendant 24 h au liquide de Bouin (Martoja et Martoja, 1967), les larves sont deshydratées à l'alcool et incluses dans de la paraffine. Les coupes (5 μm d'épaisseur) ont été colorées par l'hémalun phloxine safran (HPS), le trichrome de Masson (TM) et l'hématoxyline éosine (HE) pour l'étude topographique, et par l'acide périodique Schiff (APS) et le bleu alcian, pour l'étude histochimique (Martoja et Martoja, 1967; Ganter et Jollès, 1970).

RÉSULTATS

Développement morphologique

Âge et taille des larves, de l'éclosion jusqu'à l'âge de 19 jours

Les individus étudiés ont été prélevés parmi des échantillons de larves ayant fait l'objet d'une étude chronologique du développement larvaire (Fehri-Bedoui, 1997). La longueur totale a été calculée à partir d'un échantillon de 30 individus par stade. Les dif-férents stades ont été déterminés par des caractères morphologiques susceptibles d'être pris en compte au cours de la croissance. Les résultats sont représentés sur le tableau I.

Développement du tractus digestif

De l'éclosion à l'âge de 2 jours, la larve possède un tube digestif rectiligne (Fig. 1A). La bouche s'ouvre dès le 3ème jour et les différentes parties du tube digestif s'individualisent à partir du 4ème jour. Au pharynx fait suite l'œsophage qui s'ouvre dans l'estomac. L'intestin, communiquant avec l'estomac par un sphincter pylorique, présente une partie antéro-moyenne et une partie postérieure qui se termine par un court rectum (Fig. 1B). Au 12ème jour, la larve, qui présente encore une symétrie bilatérale, est pourvue d'une vessie gazeuse gonflée. Les glandes annexes (foie et pancréas) sont bien dif-férenciées (Fig. 1C). Le tube digestif est dépourvu de caeca pyloriques et son développement se poursuit par allongement.

Histologie

Œsophage

Au 2ème jour, la lumière de l'œsophage est bordée par un épithélium simple, constitué de cellules cuboïdales et aplaties. Ces dernières sont pourvues de noyaux ronds, nucléolés et centraux (Fig. 3D). À partir du 3ème jour, les premières cellules caliciformes apparaissent et leur nombre augmente avec l'âge (Fig. 2B-C). Ces cellules sont sécrétri-

Tableau I. - Développement morphologique de *Solea senegalensis* de l'éclosion jusqu'au 19ème jour. *[Morphological development of* Solea senegalensis *from hatching to the 19th day.]*

Age (jours)	**Taille (mm)**	**Caractères morphologiques**
Eclosion	2,180 ± 0,032	Larve pélagique pourvue d'une vésicule vitelline; symétrie bilatérale; comportement passif; blanchâtre avec quelques mélanophores au niveau de la nageoire primordiale.
2	2,378 ± 0,030	Pigmentation plus développée; yeux pigmentés; ouverture de la bouche. La larve continue à se nourrir sur ses réserves vitellines.
3	3,380 ± 0,021	Pigmentation recouvrant tout le corps; nageoires pectorales arrondies et bien visibles; apparition d'une excroissance céphalique et des capsules otiques. Les réserves vitellines se réduisent.
5	3,615 ± 0,100	Pigmentation plus forte. Les réserves vitellines sont épuisées et la larve se nourrit activement de *nauplii* d'*Artemia salina*.
10	4,923 ± 0,012	Premiers signes de la métamorphose: torsion urostylaire; début de migration de l'œil gauche vers le côté droit; atténuation de l'excroissance céphalique et de la capsule otique du côté gauche
15	6,580 ± 0,212	Modifications morphologiques: l'œil continue sa migration; disparition de l'excroissance céphalique et de la capsule otique gauche; perte de la symétrie bilatérale et acquisition d'un comportement benthique; nourriture en pleine eau.
19	8,456 ± 0,020	Fin de la métamorphose: la larve se transforme en un juvénile benthique qui présente un côté dorsal oculé et un côté ventral aveugle.

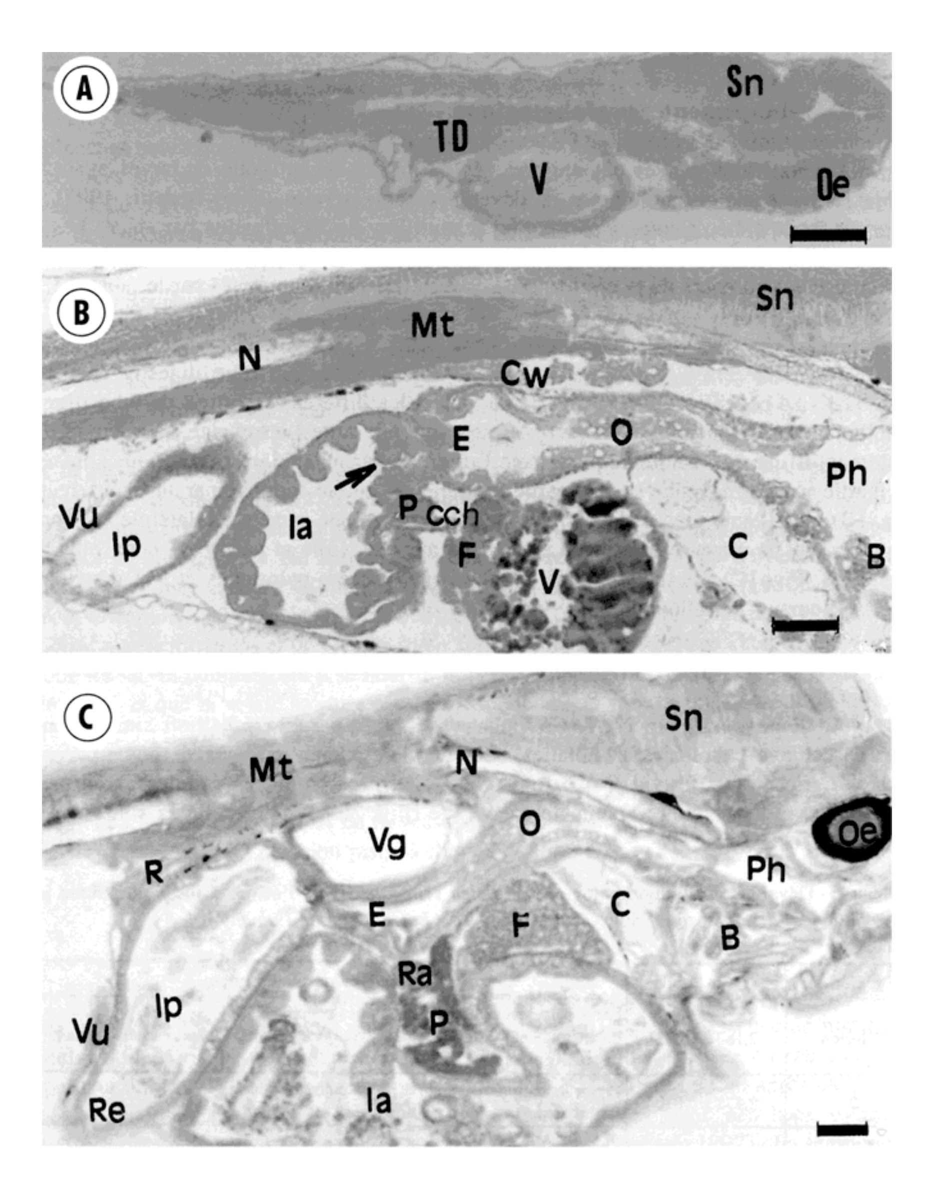


Fig. 1. - Coupes sagittales de larves de *Solea senegalensis*. **A**: 2 jours (HPS); **B**: 4 jours (HPS); **C**: 12 jours (TM). Échelle = 100 μm. *[Sagittal sections of larvae of* Solea senegalensis. ***A****: 2 days old (HPS);* ***B****: 4 days old (HPS);* ***C****: 12 days old (TM). Scale bars = 100 µm.]*

ces de mucopolysaccharides acides (comme le révèle leur coloration au bleu alcian). À partir du 8ème jour, une couche sous-épithéliale conjonctive est différenciée; elle est limitée vers l'extérieur par une couche musculaire striée bordée elle-même par une séreuse bien individualisée (Fig. 2B).

Estomac

Au 2ème jour, l'estomac présente la même structure que l'œsophage (Fig. 3D). La muqueuse gastrique est constituée d'un épithélium simple et à cellules cuboïdales, totalement dépourvu de cellules caliciformes, et d'une couche conjonctive sous-épithéliale. Ce n'est qu'à partir du 3ème jour que l'estomac se distingue de l'œsophage. À cet âge, des plis commencent à se dessiner. Au 4ème jour, les épithéliocytes ont un cytoplasme granuleux et possèdent des noyaux en position centrale. À partir du 5ème jour, de nombreuses cellules apparaissent dans le conjonctif sous-jacent (Fig. 3E). Au 12ème jour, le nombre de cellules augmente, l'estomac prend alors un aspect de type glandulaire. À la même période, les épithéliocytes de l'estomac s'allongent et les noyaux occupent plutôt une position basale. L'épithélium stomacal, de type prismatique, se différencie nettement de celui de l'œsophage (Fig. 3F). À ce stade, les deux couches musculaires circulaires et longitudinales sont visibles. Au 15ème jour, de petites granulations, fortement colorées par la phloxine, apparaissent à la partie apicale des cellules épithéliales, et des vacuoles d'inclusions sont présentes dans la partie basale des cellules (Fig. 3G). À partir du 20ème jour, les glandes digestives sont nombreuses dans le chorion sous-épithélial (Fig. 3H).

Intestin

De l'éclosion au 2ème jour, l'intestin est bordé d'une couche pseudo-stratifiée composée de cellules hautes (Fig. 3A). Dans sa partie postérieure, les entérocytes présentent déjà une bordure en brosse appelée encore plateau strié (Fig. 3A). Une fine couche conjonctive et une séreuse sont présentes. Les entérocytes ont un cytoplasme granuleux basophile et un noyau ovale en position médio-basale. L'intestin postérieur se termine par une courte zone rectale. Au 5ème jour, les replis intestinaux sont bien dessinés et les

---

Abréviations. - A: Acini pancréatiques; Ag: Agrégats; B: Branchie; Be: Bourgeons épithéliaux; C: Cœur; Cb: Canal biliaire; Cc: Cellules caliciformes; Cch: Canal cholédoque; Cg: Cellules gastriques; Ch: Chorion; Cp: Canal pancréatique; Cpn: Canal pneumatique; CW: Canal de Wolff; E: Estomac; En: Entérocytes; Ep: Epithélium; Es: Epithélium stomacal; F/P: Foie/Pancréas; Fc: Fibres cardiaques; Ge: Granules éosinophiles; Gg: Glandes gastriques; Ggz: Glande à gaz; H: Hépatocytes; Ia: Intestin antéro-moyen; Ip: Intestin postérieur; L: Lumière; Ls: Lacunes sanguines; Ms: Muscle strié; Mt: Myotomes; N: Notochorde; Ny: Noyau; O: Oesophage; Oa: Orifice anal; Œ: œil; Ou: Orifice urinaire; P: Pancréas; Pls: Plateau strié; Ph: Pharynx; R: Rein; Ra: Rate; Rad: Réseau admirable; Re: Rectum; S: Séreuse; Si: Sinusoïde; Sn: Système nerveux; Tc: Tissu conjonctif; TD: Tube digestif; Tf: Tunique fibreuse; V: Vitellus; Va: Vacuole; Vb: Vésicule biliaire; Vg: Vessie gazeuse; Vh: Vacuole hépatique; Vl: Vacuole lipidique; Vu: Vessie urinaire; Z: Grains de zymogène; → Sphincter pylorique.

Colorations: HE: Hématoxyline-éosine; HPS: Hémalun-phloxine-safran; TM: Trichrome de Masson.

[Abbreviations. - A: Pancreatic acini; Ag: Agregates; B: Gill; Be: Epithelial buds; C: Heart; Cb: Afferent bile duct; Cc: Mucous cells; Cch: Efferent bile duct; Cg: Gastric cells; Ch: Chorion; Cp: Pancreatic duct; Cpn: Pneumatic duct; CW: Duct of Wolff; E: Stomach; En: Enterocytes; Ep: Epithelium; Es: Gastric epithelium; F/P: Liver/Pancreas; Fc: Cardiac fibers; Ge: Eosiniphilic granules; Gg: Gastric glands; Ggz: Gaz gland; H: Hepatocyte; Ia: Middle-anterior intestine; Ip: Posterior intestine; L: Lumen; Ls: Blood lacuna; Ms: Striated muscle; Mt: Myotomes; N: Notochord; Ny: Nucleus; O: Oesophagus; Oa: Anal papilla; Oe: Eye; Ou: Urinary papilla; P: Pancreas; Pls: Striated border; Ph: Pharynx; R: Kidney; Ra: Spleen; Rad: Rete mirabilis; Re: Rectum; S: Serosa; Si: Sinusoïd; Sn: Nervous system; Tc: Connective Tissue; TD: Digestive tract; Tf: Fibrous layer; V: Yolk; Va: Vacuole; Vb: Gall bladder; Vg: Swim bladder; Vh: Hepatic vacuole; Vl: Lipidic vacuole; Vu: urinary bladder; Z: Zymogen; → Pyloric sphincter.

Staining: HE: Hématoxylin eosin; HPS: Hémalun Phloxin Safran; TM: Masson's Trichrome.]

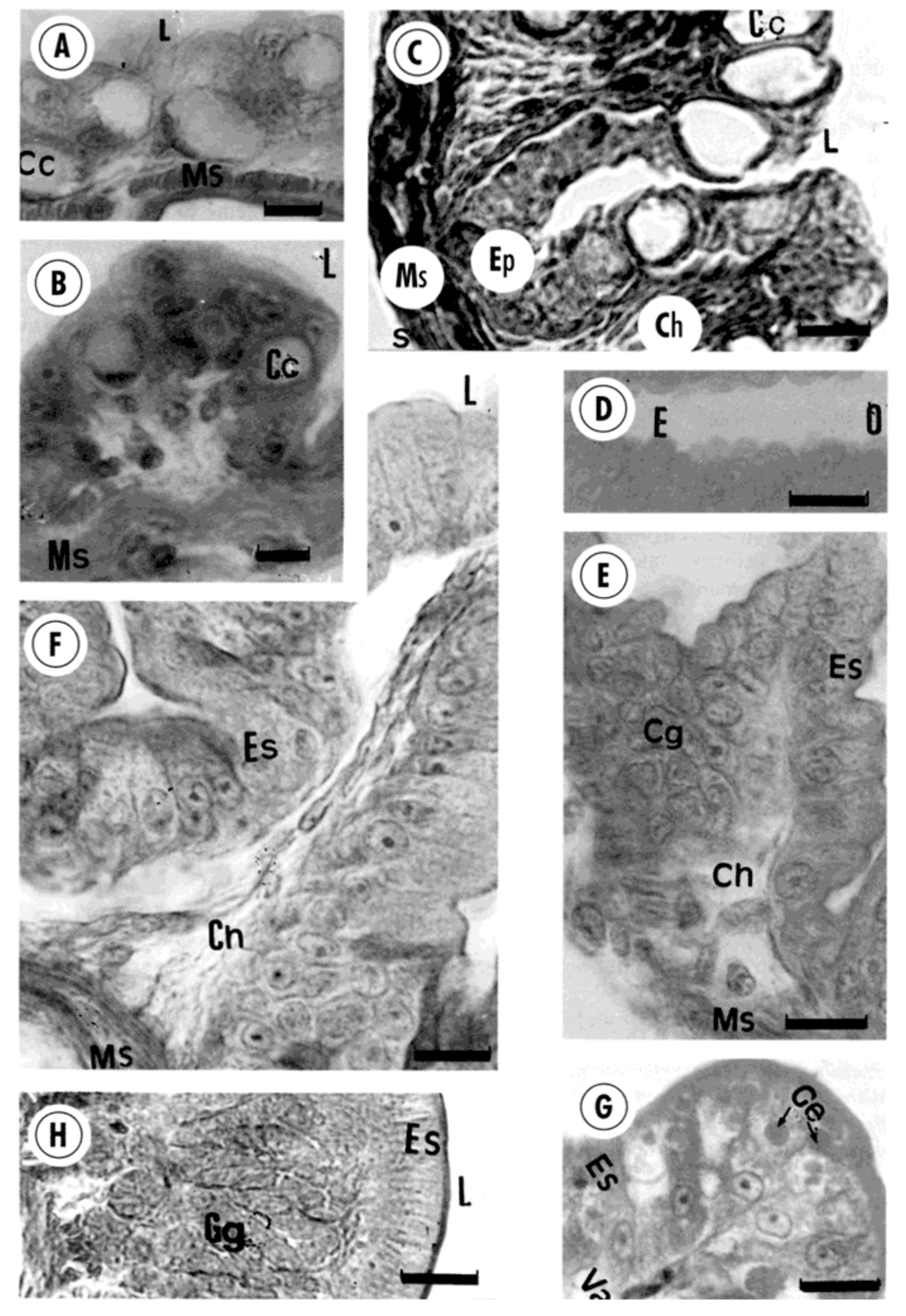


Fig. 2. - Développement de l'œsophage et de l'estomac de *Solea senegalensis*. Coupes longitudinales. Oesophage: **A**: 3 jours (HPS); **B**: 8 jours (HPS); **C**: 18 jours (TM). Estomac: **D**: 2 jours (HPS); **E**: 5 jours (HPS); **F**: 12 jours (TM); **G**: 15 jours (HPS); **H**: 20 jours (TM). Échelle: = 10 μm. (A, B, C, D, E, F, G);

premières cellules caliciformes apparaissent (Fig. 3B). À partir du 8ème jour, une absorption intestinale est visible (et elle est encore identifiable au 18ème jour) par la présence dans les entérocytes de l'intestin antéro-moyen de vacuoles blanchâtres, occupant une position infranucléaire (Fig. 3C), et dans les entérocytes de l'intestin postérieur d'inclusions éosinophiles supranucléaires (Fig. 3D). Au 29ème jour, les cellules caliciformes ont une réaction positive au bleu alcian, ce qui indique la présence d'une sécrétion de mucopolysaccharides acides (Fig. 3E). Les épithéliocytes du rectum de la larve de 8 jours sont dépourvus d'inclusions cytoplasmiques. À ce niveau, les cellules deviennent plus hautes dans la région distale puis s'aplatissent pour former le conduit anal, indépendant du conduit urinaire. L'épithélium, squameux, est entouré d'une masse conjonctive importante (Fig. 3F).

Glandes annexes

Foie. - Au 2ème jour apparaît, entre le tube digestif et la vésicule vitelline, un amas de cellules ovoïdes au cytoplasme clair et au noyau sphérique qui vont se différencier pour donner le foie et le pancréas. Le canal cholédoque est déjà formé (Fig. 4A). Entre le 4ème et le 6ème jour, à partir de l'ébauche du foie, des bourgeons épithéliaux se ramifient et s'anastomosent ventralement en englobant du conjonctif et des lacunes sanguines (Fig. 4B). Ces bourgeons se creusent et forment les canaux biliaires et les cellules hépatiques, les hépatocytes. Au 8ème jour, les hépatocytes sont remplis de vacuoles et leur noyau occupe une position périphérique (Fig. 4C). Au 18ème jour, la cytologie du foie est semblable à celle de l'adulte et le canal cholédoque s'ouvre dans l'intestin antérieur (Fig. 4D).

Pancréas. - Au 4ème jour, les cellules pancréatiques, organisées en acini, sont riches en grains de zymogène (Fig. 4E). Le conduit pancréatique, formé de cellules cuboïdales, débouche dans l'intestin antérieur. Ce canal, appelé aussi canal de Wirsung, est plus court que le canal cholédoque (Fig. 4F). Au 5ème jour, les acini présentent une structure beaucoup plus jointive et les grains de zymogènes sont plus denses (Fig. 4G).

Vessie gazeuse

Au 2ème jour, la vessie gazeuse apparaît sous la forme d'un bourgeon issu de la paroi dorsale postérieure de l'œsophage, entouré de nombreuses cellules plus petites semblant provenir de la paroi externe de l'œsophage (Fig. 4A). Au 4ème jour, l'organe est constitué d'une couche de cellules cuboïdales limitant une lumière centrale qui communique avec l'œsophage (Fig. 5A). Au 8ème jour, la vessie gazeuse acquiert sa forme définitive: une tunique pavimenteuse interne, ou glande à gaz, bordant une lumière en forme de croissant, elle-même entourée d'une tunique externe fibreuse dans laquelle apparaît le "réseau admirable" ou "*rete mirabilis*" (Fig. 5B). La glande à gaz, constituée de grosses cellules disposées en couches pluristratifiées et au noyau nucléolé, communique avec la partie postérieure de l'œsophage par un canal pneumatique (Fig. 5C). Les premières dilatations de la vessie gazeuse sont observées à partir du 10ème jour et de manière asynchrone pour les individus d'un même lot (Fig. 5D). À ce stade, chez certaines larves, la vessie gazeuse

---

= 100 µm (H). *[Oesophagus and stomach development of* Solea senegalensis. *Longitudinal sections. Oesophagus:* ***A****: 3 days old (HPS);* ***B****: 8 days old (HPS);* ***C****: 18 days old (TM). Stomach:* ***D****: 2 days old (HPS);* ***E****: 5 days old (HPS);* ***F****: 12 days old (TM);* ***G****: 15 days old (HPS);* ***H****: 20 days old (TM). Scale bars = 10 µm (A, B, C, D, E, F, G); = 100 µm (H).]*

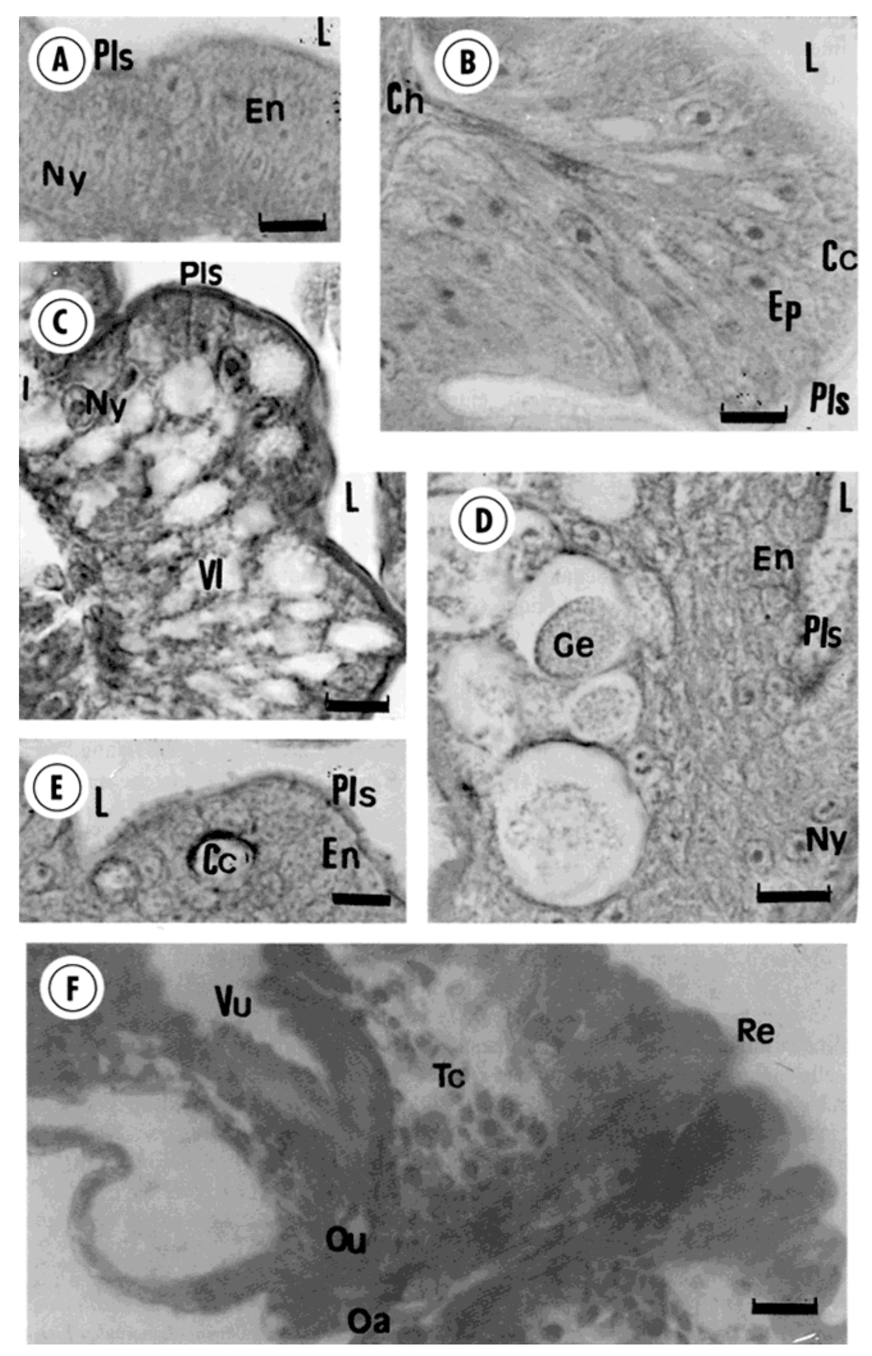


Fig. 3. - Développement de l'intestin de *Solea senegalensis*. Coupes longitudinales: **A**: 2 jours (HPS); **B**: 5 jours (TM); **C**: 8 jours (HPS); **D**: 18 jours (HE); **E**: 29 jours (HPS-Bleu-alcian); **F**: 48 jours (HPS).

présente, en plus de la glande à gaz, un agrégat colorable à la phloxine mais à structure non identifiable en microscopie photonique (Fig. 5E). Au 18ème jour, aucune larve ne présentait de vessie gazeuse.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Tube digestif et glandes annexes

Œsophage

Chez les larves de *Solea senegalensis* élevées à 19°C, les cellules caliciformes sont présentes au niveau de l'œsophage dès l'ouverture de la bouche (3ème jour). À la même température, Boulhic (1992) note la présence de ces cellules chez *Solea solea* dès le 2ème jour. Cependant, chez d'autres téléostéens, l'apparition des cellules caliciformes dans l'œsophage est postérieure à l'ouverture de la bouche: 1 à 2 jours chez le bar, *Dicentrarchus labrax* (Vu, 1976) et 5 jours chez le turbot *Scophthalmus maximus* (Cousin et Baudin-Laurencin, 1985). Comme l'ont montré Ferraris *et al*. (1987) chez les larves de milkfish (*Chanos chanos*) et Cataldi *et al*. (1987) chez les juvéniles de la daurade (*Sparus aurata*), les cellules caliciformes de l'œsophage des larves de *Solea senegalensis* réagissent positivement au bleu alcian mais pas à l'APS. Une telle réaction met en évidence des sécrétions du type mucopolysaccharides acides. L'apparition précoce des cellules sécrétrices au niveau de l'œsophage est capitale. Selon Vu (1980), l'action lubrifiante du mucus a un double rôle: protection des épithéliocytes contre les agents chimiques et support des sécrétions enzymatiques digestives.

Estomac

L'apparition tardive des glandes gastriques chez *Solea senegalensis*, vers le 18ème jour, n'est pas propre à cette espèce. Chez *Solea solea*, l'apparition de ces glandes a été mentionnée à partir du 22ème jour à 19°C (Boulhic, 1992), alors que chez le turbot (*Scophthalmus maximus*), elle est plus précoce, à partir du 10ème jour à 18°C (Cousin et Baudin-Laurencin, 1985). Chez le bar rayé (*Morone saxatilis*), les glandes gastriques ont été observées au 24ème jour à 21°C et au 30ème jour à 18°C (Gabaudan, 1984), alors que chez le bar méditerranéen (*Dicentrarchus labrax*), Vu (1976) indique leur apparition au 30ème jour à 18°C et Ben Halima (1982) ne confirme leur présence chez cette même espèce qu'au 55ème jour. Mâher *et al*. (1983) et Ferraris *et al*. (1987) observent aussi l'apparition tardive des glandes gastriques chez le milkfish, *Chanos chanos* (42ème jour à 27°C) et le whitefish, *Coregonus* sp. (23ème jour à 10°C).

L'apparition des glandes gastriques chez les larves de téléostéens n'est pas suivie immédiatement par une activité enzymatique; chez *Coregonus* sp., ces glandes présentes au 23ème jour ne sont fonctionnelles que vers le 97ème jour (Mâher *et al*., 1983) et chez le turbot (*Scophthalmus maximus*), elles apparaissent au 10ème jour, mais ne deviennent fonctionnelles qu'à partir du 100ème jour (Clark *et al*., 1986).

La muqueuse stomacale de *Solea senegalensis* se distingue de celle de l'œsophage par des réactions négatives à l'APS et au bleu alcian (absence de mucopolysaccharides neutres et acides). Nos résultats ne concordent pas avec ceux qui ont été obtenus chez le

---

Échelle = 10 µm. *[Intestine development of* Solea senegalensis. *Longitudinal sections:* ***A****: 2 days old (HPS);* ***B****: 5 days old (TM);* ***C****: 8 days old (HPS);* ***D****: 18 days old (HE);* ***E****: 29 days old (HPS-Alcyan blue);* ***F****: 48 days old (HPS). Scale bars = 10 µm.]*

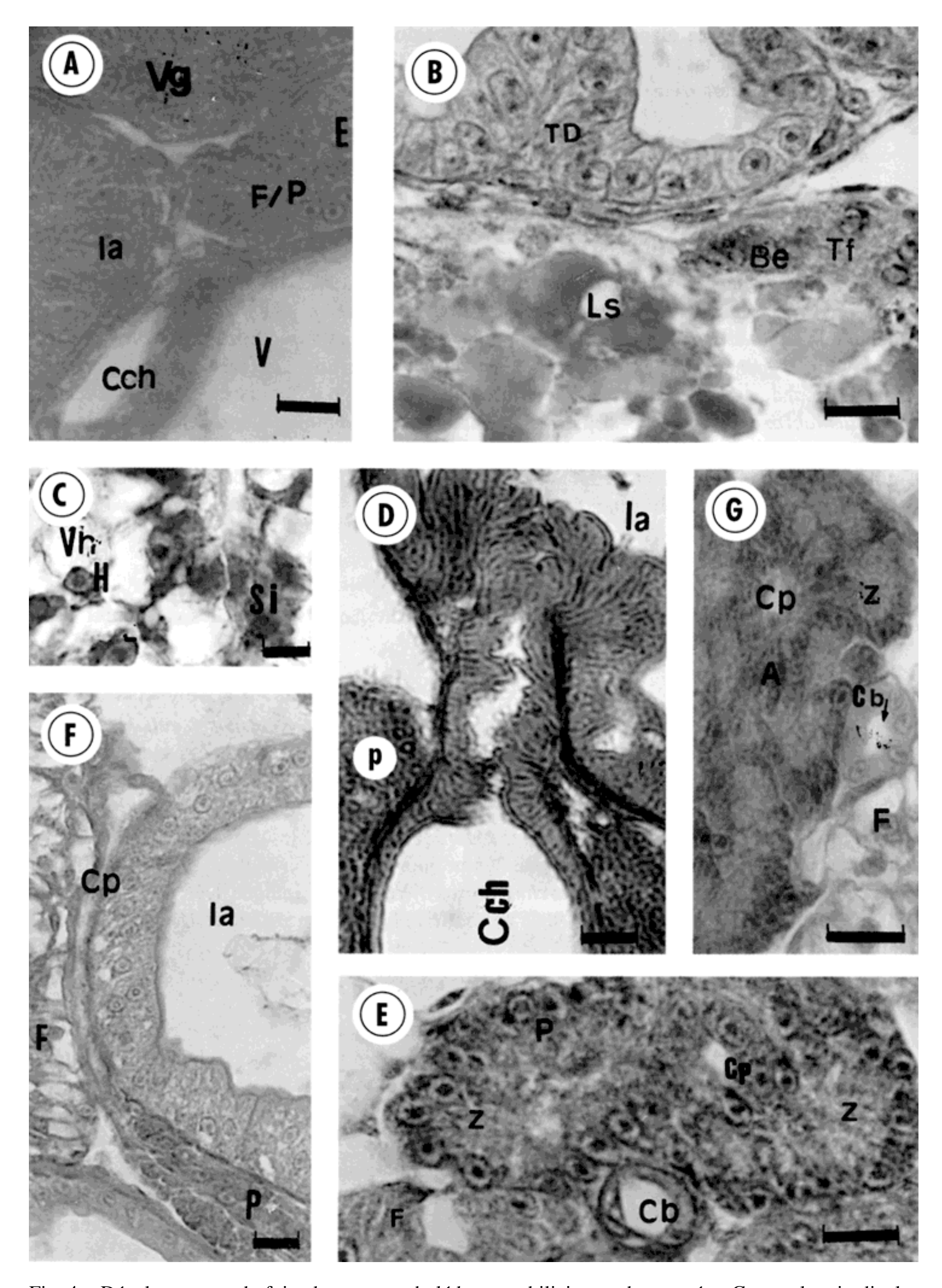


Fig. 4. - Développement du foie, des canaux cholédoque et biliaires et du pancréas. Coupes longitudinales de *Solea senegalensis*. **A**: 2 jours (HPS); **B**: 4 jours (HPS); **C**: 8 jours (TM); **D**: 18 jours (TM); **E**: 4 jours (HE); **F**: 12 jours (HPS); **G**: 18 jours (HPS). Échelle = 10 μm (A, B, C, E, G); = 25 μm

turbot, *Scophthalmus maximus* (Cousin, 1986). De telles réactions négatives ont été signalées chez d'autres téléostéens (Tanaka, 1973; Gabaudan, 1984), mais Vu (1980) précise que l'épithélium stomacal réagit à l'APS au stade juvénile (50ème jour) aussi bien chez le bar rayé (*Morone saxatilis*) que chez le bar méditerranéen (*Dicentrarchus labrax)*.

Intestin

Chez les larves de *Solea senegalensis*, nous retenons deux parties, telles que celles qui ont été décrites chez *S. solea* (Mc Donald, 1987; Boulhic, 1992): une partie antéro-moyenne, séparée de l'estomac par le sphincter pylorique et une partie postérieure, subdivisée en intestin postérieur (dont les épithéliocytes possèdent un plateau strié marqué) et en un segment rectal (dont les épithéliocytes sont dépourvus de bordure en brosse). Ces deux parties présentent chacune une unité morphologique, structurale et fonctionnelle. En effet, la présence, dans les épithéliocytes, de vacuoles au niveau de l'intestin antéro-moyen et de granules éosinophiles dans la partie postérieure de l'intestin chez les larves de poissons, est interprétée par Stroband et Dabrowski (1981) comme le résultat de l'absorption lipidique et protéique. La nature lipidique des vacuoles intestinales a été confirmée par des réactions histochimiques caractéristiques (Iwai, 1968; Cousin, 1986; Segner *et al*., 1989).

Les lipides absorbés donnent des acides gras et des monoglycérides qui s'accumulent sous forme de gouttelettes à l'intérieur des cellules avant de se transformer en triglycérides (Stroband et Dabrowski, 1981). La présence d'inclusions lipidiques dans les vacuoles constitue une phase de stockage cellulaire temporaire (Govoni *et al*., 1986).

Les granules éosinophiles, de nature protéique, sont le résultat de l'absorption des protéines à travers le plateau strié. D'après Watanabe (1981, 1982, 1984), l'hydrolyse en peptides et en acides aminés des protéines absorbées est intracellulaire. L'apparition de ces granules protéiques dans les épithéliocytes varie selon les espèces, et leur nombre et leur taille sont en rapport avec le comportement trophique de la larve (Tanaka, 1973).

Chez les larves de *Solea senegalensis*, les inclusions lipidiques et protéiques ne sont observées qu'au 8ème jour, alors qu'elles le sont à partir du 5-6ème jour chez celles de *Scophthalmus maximus* (Cousin et Baudin-Laurencin, 1985).

Les granules éosinophiles apparaissent à partir du 7ème jour chez les larves de *Dicentrarchus labrax* (Vu, 1976), alors que chez *S. solea*, leur présence est signalée dès le 3ème jour, c'est-à-dire juste après la première alimentation (Boulhic, 1992).

Foie et pancréas

De l'éclosion à 2 jours, le foie des larves de *Solea senegalensis* est encore indifférencié. Dans les hépatocytes, les vacuoles n'apparaissent qu'après la première prise de nourriture. Cela confirme les résultats obtenus par Vu (1976) chez *Dicentrarchus labrax* et par Boulhic, 1992 chez *S. solea*. Cependant, Grizzle et Curd (1978) et Gabaudan (1984) rapportent la présence de vacuoles dans le cytoplasme des hépatocytes de *Percina caprodes* et de *Morone saxatilis* dès l'éclosion. Cousin (1986) mentionne la présence de réserves glycogéniques, d'origine vitelline, dans le foie de *Scophthalmus maximus*, avant toute prise de nourriture.

(D, F). *[Liver and efferent and afferent bile ducts and pancreas development. Longitudinal sections:* ***A****: 2 days old (HPS);* ***B****: 4 days old (HPS);* ***C****: 8 days old (TM);* ***D****: 18 days old (HPS);* ***E****: 4 days old (HE);* ***F****: 12 days old (HPS);* ***G****: 18 days old (HPS). Scale bars = 10 µm (A, B, C, E, G); = 25 µm (D, F).]*

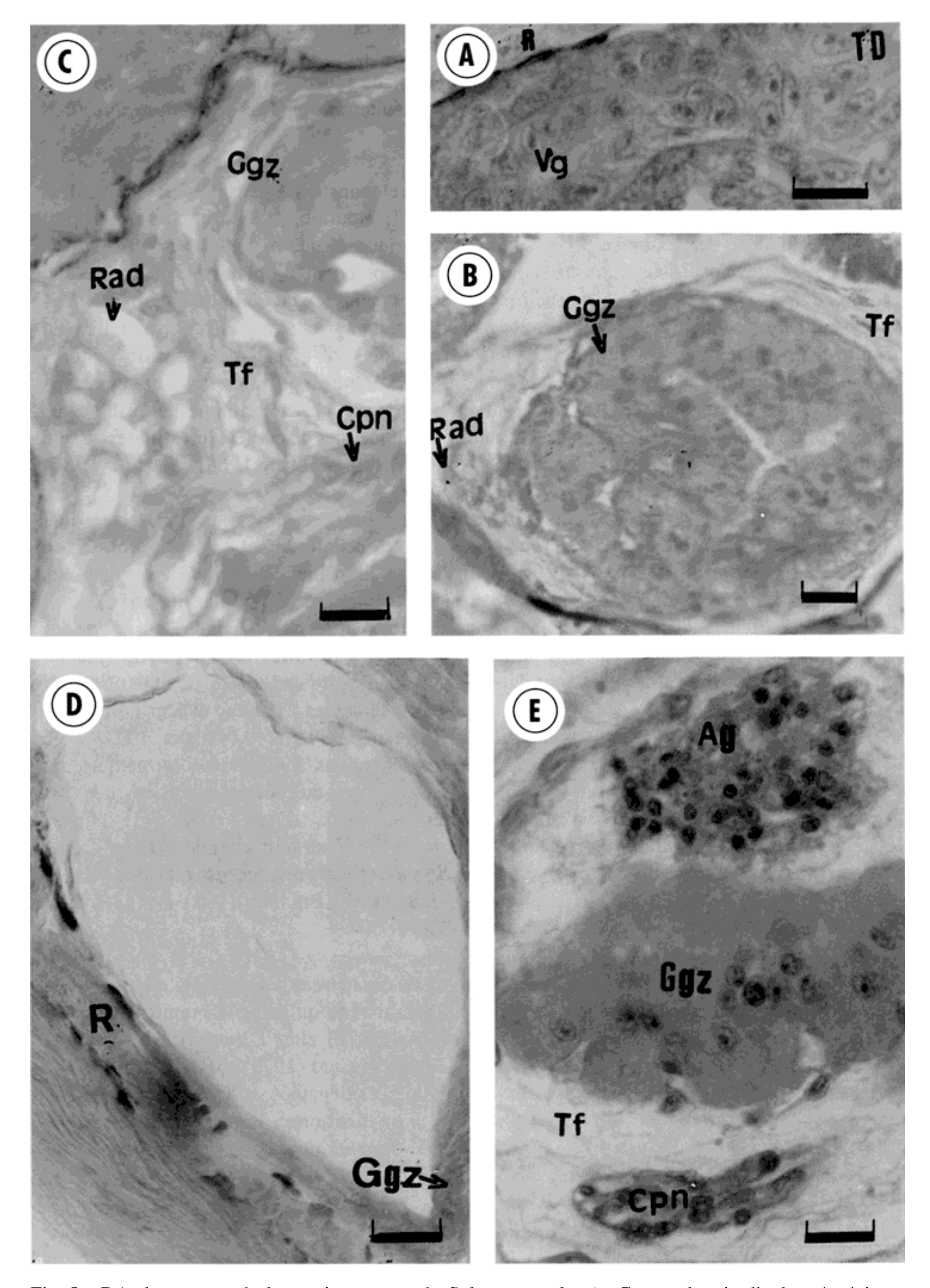


Fig. 5. - Développement de la vessie gazeuse de *Solea senegalensis*. Coupes longitudinales: **A**: 4 jours (HPS); **B**: 8 jours (HPS); **C**: 8 jours (HPS); **D**: 12 jours (TM); **E**: 12 jours (HPS). Échelle = 10 μm (A C);

Chez *Solea senegalensis*, nos observations montrent que le foie se forme vers le 4ème jour, aux dépens des réserves vitellines. Ce mode de genèse du foie a été décrit par Nicolas (1904) chez les larves de l'esturgeon, *Acipenser* sp.

A l'éclosion, le pancréas n'est pas différencié. La présence précoce de grains de zymogènes (au 4ème jour chez *S. senegalensis*) a été aussi démontrée par Tanaka (1969) au moment de la première alimentation exogène chez les larves de divers téléostéens (*Cyprinus carpio*, *Onchorhynchus mykiss*, *Plecoglossus altivelis*, *Pagrus major*, *Sebastiscus marmoratus*, *Carassius auratus*). Le canal pancréatique, visible dès le 4ème jour, débouche dans l'intestin antérieur, indépendamment du canal cholédoque.

Vessie gazeuse

Au cours du développement larvaire, une évagination de la partie dorsale de l'œsophage donne naissance à la vessie gazeuse. De l'air pénètre dans cette vessie par la bouche, permettant ainsi la flottaison. À la fin de la phase larvaire, la communication entre l'œsophage et la vessie gazeuse persiste chez les poissons physostomes (Steen, 1970; Chatain et Ounais-Gueschmann, 1990). En revanche, chez les poissons physoclistes, la vessie gazeuse perd toute communication avec le tube digestif et le canal pneumatique persiste sous la forme d'un cordon fibreux (Bulak et Heidinger, 1980; Khojda, 1985). Bien que *Solea senegalensis* soit dépourvue de vessie gazeuse à la fin de sa phase larvaire, l'évolution anatomique de cet organe est semblable à celle des espèces présentant cette structure à l'état adulte. Par ailleurs, le réseau admirable est reconnu comme un complexe sécrétoire gazeux, composé d'un ensemble d'artérioles et de veinules (Jasinski et Kilarsk, 1971; Grizzle et Rogers, 1976).

Les auteurs indiquent une dilatation de la vessie gazeuse consécutive à la résorption des réserves vitellines chez plusieurs espèces de téléostéens, comme par exemple chez les larves de *Morone saxatilis* et *Sarotherodon mossambica* (= *Oreochromis mossambicus*) (Doreshev *et al*., 1981). Cependant, la variabilité individuelle observée chez les larves de *Solea solea* (Boulhic, 1992) et de *Percina caprodes* (Grizzle et Curd, 1978), est confirmée chez les larves de *S. senegalensis*.

Doreshev *et al*. (1981) et Boulhic (1992) interprètent la présence d'un canal pneumatique gonflé chez certaines larves, au début de la dilatation de la vessie gazeuse, comme l'initiation du passage de gaz du tractus digestif vers la vessie gazeuse; l'aspect vacuolaire des cellules de la glande à gaz durant la période de dilatation prouverait que l'épithélium glandulaire est un épithélium sécréteur; la dilatation peut être réalisée par sécrétion épithéliale et libération de gaz dans la lumière de la vessie.

Chez les larves de *Scophthalmus maximus*, le conduit pneumatique commence à dégénérer vers le 9ème jour, isolant ainsi la glande du tube digestif (Cousin et Baudin-Laurencin, 1985). Chez les larves de *Dicentrarchus labrax*, le canal pneumatique apparaît le 4ème jour et dégénère à partir du 15ème jour. Chez les larves de *Solea senegalensis*, le canal pneumatique, visible le 4ème jour, dégénère au 18ème jour. Chatain (1986) suggère, d'une part, que le développement d'une vessie gazeuse fonctionnelle chez les larves de *Dicentrarchus labrax* et de *Sparus aurata* leur fournit une capacité de régulation hydrostatique et, par conséquent, leur permet de surmonter l'accroissement de la pesanteur et, d'autre part, que l'acquisition d'une flottabilité neutre leur permet de réduire les dépenses énergétiques de nage et, par conséquent, améliore l'efficacité de capture des proies. La dilatation gazeuse a été

= 25 μm (B); barres = 100 μm (D, E). *[Swim bladder development of* Solea senegalensis. *Longitudinal sections.* ***A****: 4 days old (HPS);* ***B****: 8 days old (HPS);* ***C****: 8 days old (HPS);* ***D****: 12 days old (TM);* ***E****: 12 days old (HPS). Scale bars = 10 μm (A, C); 25 μm (B); = 100 μm (D, E).]*

observée chez *Sillago ciliata* (Battaglène *et al*., 1994) et chez diverses espè-ces (Alexander, 1990; Steffe, 1991). Chez les larves de *S. senegalensis* l'inflation de la vessie gazeuse coïnci-de avec le début de la métamorphose, à partir du 10ème jour, ce qui contribue probablement à la réduction de la consommation d'énergie.

Dans les élevages larvaires, les anomalies de fonctionnement de la vessie gazeuse sont assez fréquentes, en particulier chez *Morone saxatilis* (Bulak et Heidinger, 1981; Bennett *et al*., 1987). Dans le cas de *S. senegalensis*, la présence d'agrégats, à l'intérieur de la vessie gazeuse durant la période de sa dilation, pourrait être, comme le soutient Bou-lhic (1992) chez *S. solea*, en relation avec une anomalie de cette glande. D'autres auteurs, observant des agré-gats dans la vessie gazeuse de *Salmo gairdneri* (= *Onchorhynchus mykiss*) (Ross *et al*., 1975) et de *Scophthalmus maximus* (Padros *et al*., 1993; Padros et Crespo, 1995), interprètent leur présence comme le résultat de la pénétration occasionnelle d'aliments; ces derniers, n'étant pas digérés à ce niveau, seraient à l'origine d'infection par les bactéries et les champignons. Ainsi, la mortalité de larves de sole, restreinte à un seul lot, pourrait être due à une invasion bactérienne de la vessie gazeuse.

Cette étude nous a permis de mettre en évidence la différenciation des structures his-tologiques de la vessie gazeuse et du tube digestif de *Solea senegalensis* qui devrait se tradui-re respectivement par un mode de comportement trophique et par l'acquisition d'une activité physiologique digestive progressive. De ce fait, l'éleveur piscicole devrait choisir une alimen-tation larvaire (proies vivantes ou aliment inerte) en fonction du stade de développement de l'appareil digestif, et pas seulement en fonction de la taille et du comportement apparent des larves.

RÉFÉRENCES

ALEXANDER M.Mc.N., 1990. - Size, speed and buoyancy adaptations in aquatic animals. *Am. Zool*., 30: 189-196.

BATTAGLENE S.C., Mc BRIDE S. & R.B. TALBOT, 1994. - Swim bladder in larvae of cultured sand whiting, *Sillago ciliata* Cuvier (Sillaginidae). *Aquaculture*, 128: 177-192.

BEN HALIMA K., 1982. - Structure et développement du tractus digestif du loup, *Dicentrarchus labrax* (Linné, 1758). Thèse de 3ème Cycle, 50 p. Univ. Sciences et Techniques du Languedoc.

BENNETT R.O., KRAEUTER J.N., WOODS L.C., LIPSKY M.N. & E.B. MAY, 1987. - Histological evaluation of swim bladder non inflation in striped bass larvae *Morone saxatilis*. *Dis. Aquat. Org*., 3: 91-95.

BOUHLIC M., 1992. - Recherches d'indices de jeûne chez les larves de sole, *Solea solea* (Linnaeus, 1758): Approche expérimentale et application dans le Golfe de Gascogne. Thèse de Doctorat, 130 p. Univ. Bretagne Occidentale.

BRASOLA V., 1974. - Riproduzione artificiala della sogliole (*Solea solea*) effectuata en sucesso presso la laguna di Orbetello. *Riv. ital. Piscic. Itti opatol*., 9(4): 99: 101.

BULAK J.S. & R.C. HEIDINGER, 1981. - Developmental anatomy and inflation of the gas bladder in striped bass, *Morone saxalitis*. *Fish. Bull*., 77(4): 1000-1003.

CATALDI E., CATAUDELLA S., MONACO G., ROSSI A. & L. TANCIONI, 1987. - A study of the histology and morphology of the digestive tract of the sea-bream, *Sparus aurata*. *J. Fish Biol*., 30: 135-145.

CHATAIN B., 1986. - La vessie natatoire chez *Dicentrarchus labrax* et *Sparus aurata*. I. Aspects morphologiques du développement. *Aquaculture*, 53: 253-262.

CHATAIN B. & N. OUNAIS-GEUCHMAN, 1990. - Improved rate of initial swim bladder inflation in intensively reared *Sparus aurata*. *Aquaculture*, 84: 345-353.

CLARK J., MURRAY K.R. & J.R. STARK, 1986. - Protease in dover sole [*Solea solea* (L.)]. *Aquaculture*, 53: 253-262.

COUSIN J.C.B., 1986. - Étude histologique, histochimique et histopathologique du turbot *Scophthalmus maximus* au cours de son développement. Thèse de Doctorat, 214 p. Univ. Bretagne Occidentale.

COUSIN J.C.B. & F. BAUDIN-LAURENCIN, 1985. - Morphogenèse de l'appareil digestif et de la vessie gazeuse du turbot, *Scophthalmus maximus* L. *Aquaculture*, 47: 305-319.

DORESHEV S.I., CORONACHIA J.W. & K. HOGAN, 1981. - Initial swim bladder inflation in the larvae of physoclistous fishes and its importance for larval culture. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, 178: 495-500.

FABRE-DOMERGUE P. & E. BIETRIX, 1905. - Développement de la sole (*Solea vulgaris*). Introduction à l'étude de la pisciculture marine. Travail du laboratoire de zoologie maritime de Concarneau, 243 p. Paris: Vuibert et Nony.

FEHRI-BEDOUI R., 1997. - *Solea senegalensis* Kaup, 1858: Élevage, comportement trophique et étude morpho-histologique. Thèse de Spécialité: Biologie marine, 221 p. Univ. de Tunis II.

FERRARIS R.P., TAN J.D. & M.C. DE LA CRUZ, 1987. - Development of the digestive tract of milkfish, *Chanos chanos* (Forskal): Histology and histochemistry. *Aquaculture*, 61: 241-257.

FLÜCHTER J., 1974. - Laboratory rearing of the common sole (*Solea solea* L.) under controled conditions with high density and with mortality. *In:* The early Life History of Fish (Blaxter J.H.S., ed.), pp. 726-730. Springer Verlag.

FLÜCHTER J. & H. TROMMSDROFF, 1974. - Nutritive stimulation of spawning in common sole (*Solea solea* L.) *Berl. Dtsch. Wiss. Kommun. Meeresfosrch.*, 23(4): 352- 359.

FUCHS J., 1978. - Influence de la photopériode sur la croissance et la survie de la larve et du juvénile de sole (*Solea solea*) en élevage. *Aquaculture*, 26: 231-337.

FUCHS J. 1982. - The production of juvenile sole (*Solea solea*) under intensive conditions. II - Methods of weaning between 1 and 3 months. *Aquaculture*, 26: 339-358.

GABAUDAN J., 1984. - Posthatching morphogenesis of the digestive system of stripped bass. Ph.D. Dissertation, 154 p. Auburn Univ., Alabama, USA.

GANTER P. & G. JOLLES, 1970. - Histochimie normale et pathologique, Tome 2, 793 p. Paris: Gauthier-Villars.

GIRIN M., 1974. - Régime alimentaire et pourcentage de survie chez la larve de sole (*Solea solea* L.). *In:* Colloque sur la Mariculture. Actes de Colloques, Vol. 1 (CNEXO ed.), pp. 175-185.

GIRIN M. & B. DEVAUCHELLE, 1974. - Production de rotifère *Brachionus plicatilis* (O.F. Müller) en élevage mixte avec le copépode *Tishe furcata* (Baird). *In:* 3rd Meet. ICES Work Group. Maricult., Actes de Colloques, Vol. 1 (CNEXO ed.), pp. 87- 99.

GOVONI J.J., BOEHLERT G.W. & Y. WATANABE, 1986. - The physiology of digestion in fish larvae. *Environ. Biol. Fish.*, 16(1-3): 59-77.

GRIZZLE J.M. & M.R. CURD, 1978. - Posthatching histological development of the digestive system and swim bladder of logperch, *Percina caprodes*. *Copeia*, 1978(3): 448-455.

GRIZZLE J.M. & W.A. ROGERS, 1976. - Anatomy and Histology of the Channel Catfish. 94 p. Auburn Univ. Agricult. Exp. Station, Auburn, Alabama.

IWAI T., 1968. - The comparative study of the digestive tract of the teleost larvae. V. Fat absorption in the gut epithelium of goldfish larvae. *Bull. Jpn. Soc. Fish.*, 34(11): 973-978.

JASINSKI A. & W. KILARSK, 1971. - Capillaries in the rete mirabilis and in the gas gland of the swim bladder in fishes, *Perca fluviatilis* L. and *Misgurnus fossilis* L. *Acta Anat.*, 78: 210-223.

KHOJDA F., 1985. - Aspects histologiques du développement post larvaire au cours de la métamorphose chez la sole, *Solea vulgaris* (Téléostéens, Soleidae). *Rapp. Comm. Int. Mer Méditerr.*, 29(8): 49-50.

MÄHER K., GRABNER M., HOFFER R. & H. MOSER, 1983. - Histological and physiological development of the stomach in *Coregonus* sp. *Arch. Hydrobiol.*, 98(3): 344-353.

MARTOJA R. & M. MARTOJA, 1967. - Initiation aux Techniques de l'Histologie animale. 345 p. Paris: Masson.

Mc DONALD N.L., 1987. - A microscopic examination of the gastrointestinal epithelium in dover sole, *Solea solea* (L.). *J. Fish Biol.*, 31: 27-36.

MÉTAILLER R. & M. GIRIN, 1976. - Croissance de jeunes soles (*Solea solea*) nées en laboratoire et conditionnées à l'aliment composé. 2ème Réunion du groupe de travail de Mariculture du CIEM, 20 p. Hamburg.

NICOLAS A., 1904. - Recherches sur le développement du pancréas, du foie et de la rate chez le Sterlet. *Arch. Biol.*, 20: 425-456.

PADROS F. & S. CRESPO, 1995. - Swim bladder pathology during larval development of turbot (*Scophthalmus maximus* L.). *ICES Mar. Sci. Symp.*, 201: 159-162.

PADROS F., MINKOFF G., SALA R. & S. CRESPO, 1993. - Histopathological events through out the development of turbot (*Scophthalmus maximus* L.) larvae. *J. Comp. Pathol.*, 109: 321-334.

ROSS A.J., YASUTAKE W.T. & S. LEAK, 1975. - *Phoma herbarum*, a fungal plant saprophyte as a fish pathogen. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32: 1648-1652.

SARASQUETE M.C., POLO A. & M. YUFERA, 1995. - Histology and histochimistry of the development of the digestive system of larval gilthead sea bream, *Sparus aurata* L. *Aquaculture*, 130: 79-92.

SEGNER H., RÖSCH R., SCHMIDT H. & K.J. Von POEPPINGHAUSEN, 1989. - Digestive enzyme in larval *Coregonus lavaretus* L. *J. Fish Biol.*, 35: 249-263.

SHELBOURNE J.H., 1968. - The culture of marine larvae with special reference to the plaice (*Pleuronectes platessa*) and the sole (*Solea solea*). Ph.D. Thesis, 143 p. Univ. London.

STEEN J.B., 1970. - The swim bladder as a hydrostatic organ. *In:* Fish Physiology, IV (Hoar W.S. & D.J. Randall, eds), pp 413-443. New York: Academic Press.

STEFFE A.S., 1991. - Larval fish distributions within Botany Bay: Implications for estuaire recruitment and managment. Ph.D. Thesis, 201 p. Sydney: Macquarie Univ.

STROBAND H.W.J. & K.R. DABROWSKI, 1981. - Morphological aspects of the digestive system and feeding in fresh water fish larvae. *In:* Nutrition des Poissons (Fontaine M., ed.), pp. 355-376. Paris: CNRS.

TANAKA M., 1969. - Studies on the structure and function of the digestive system in teleost larvae. II - Characteristics of the digestive system in larvae at the stage of first feeding. *Jpn. J. Ichthyol.*, 16(2): 41-49.

TANAKA M., 1973. - Studies on the structure and function of the digestive system in teleost larvae. Thesis, Doctor of Agriculture, 136 p. Kyoto Univ.

VU T.T., 1976. - Étude du développement du tube digestif des larves de bar *Dicentrarchus labrax* (L.). *Arch. Zool. exp. gén.*, 117: 493-509.

VU T.T., 1980. - Étude histologique de l'épithélium du tube digestif du bar *Dicentrarchus labrax* (L.) au cours du développement embryonnaire. *Arch. Zool. exp. gén.*, 121: 191-206.

WATANABE Y., 1981. - Ingestion of horseradish peroxydase by the intestinal cells in larvae and juveniles of some teleosts. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 47: 1299-1307.

WATANABE Y., 1982 - Intercellular digestion of horseradish peroxydase by the intestinal cells of teleost larvae and juveniles. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 48: 37- 42.

WATANABE Y., 1984. - An ultrastructural study of intercellular digestion of horseradish peroxydase by the rectal epithelium cells in larvae of freshwater cottid fish *Cottus nozawae*. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 50: 409-416.

Reçu le 17.06.1997.
Accepté pour publication le 18.07.1999.